Vestnik zoologii, **37**(2): 88–91, 2003

УДК 575.222.7:597.94(477.87)

О ГИБРИДИЗАЦИИ ГРЕБЕНЧАТОГО (*TRITURUS CRISTATUS*) И ДУНАЙСКОГО (*TRITURUS DOBROGICUS*) ТРИТОНОВ В ЗАКАРПАТЬЕ

С. Ю. Морозов-Леонов [1], С. В. Межжерин [1], Ф. Ф. Куртяк [2]

[1] *Институт зоологии НАН Украины, ул. Б. Хмельницкого, 15, Киев-30, ГСП, 01601 Украина*

[2] *Ужгородский национальный университет, ул. Волошина, 24, Ужгород, 88000 Украина*

Получено 29 января 2002

О гибридизации гребенчатого (*Triturus cristatus*) и дунайского (*Triturus dobrogicus*) тритонов в Закарпатье. Морозов-Леонов С. Ю., Межжерин С. В., Куртяк Ф. Ф. — Анализ генетической структуры особей из зоны парапатрии гребенчатого (*Triturus cristatus* Laurenti, 1768) и дунайского (*T. dobrogicus* Kiritzescu, 1903) тритонов однозначно подтвердил факт гибридизации этих видов. В выборке из водоемов западных окр. г. Ужгорода обнаружено 8 неполовозрелых гребенчатых тритонов и одна половозрелая самка, являющаяся гибридом, что подтверждено гетерозиготными генотипами по диагностическим локусам Es-1 и Me-1.

Ключевые слова: гибридизация, тритоны, аллозимная изменчивость.

On the Hybridisation Between the Crested (*Triturus cristatus*) and Danube (*Triturus dobrogicus*) Newts in the Transcarpathians. Morozov-Leonov S. Yu., Mezhzherin S. V., Kurtyak Th. Th. — The analysis of the specimens genetic structure from the parapatry zone between the crested *Triturus cristatus* Laurenti, 1768 and Danube *Triturus dobrogicus* Kiritzescu, 1903 newts has unambiguously confirmed the fact of these species hybridisation. In the sample from the western Uzhgorod body-waters have been find 8 juvenile crested newts and 1 adult female who was an hybrid. This was been confirmed by their heterozygous genotypes on the diagnostic loci Es-1 и Me-1.

Key words: hybridisation, newts, allozyme variation.

Введение

Среди наземных позвоночных амфибии являются излюбленным объектом эволюционно-генетических исследований. Причиной такого внимания следует считать их обширную межвидовую гибридизацию. В Палеарктической области особое внимание уделяется бесхвостым — самому многочисленному отряду амфибий с высокой распространенностью гибридизации его представителей. В настоящее время среди бесхвостых амфибий Палеарктики выделено несколько модельных групп, представляющих разнообразные типы межвидовой гибридизации. Хвостатым амфибиям как модели эволюционно-генетических исследований основное внимание было уделено в Неарктике, где сосредоточено их основное разнообразие. Здесь обнаружены гибридизирующие видовые группы (Good, 1989, и др.), а у саламандр комплекса *Ambystoma tigrinum-jeffersonianum* выявлен уникальный полиплоидный ряд (Bogart, 1982). Вопросы гибридизации остаются актуальными и для европейских хвостатых, в частности для рода *Triturus*, в пределах которого также обнаружены факты межвидовой гибридизации: гребенчатого *T. cristatus* Laurenti, 1768 и мраморного *T. marmoratus* (Arntzen, Wallis, 1991), а также обыкновенного *T. vulgaris* и нитеносного *T. helveticus* тритонов (Schlupmann et al., 1999). Как показало генное маркирование, проведенное в последнем случае, обнаруженный экземпляр оказался гибридом первого поколения.

В настоящее время пристальное внимание уделяется взаимоотношениям парапатрических видов *T. vulgaris — T. montandoni* (Michalak et al., 1997) и *T. cristatus — T. dobrogicus* (Litvinchuk et al., 1997), морфологическая диагностика которых не имеет достаточной разрешающей способности, а потому наличие гибридизации, установленной по экстерьерным признакам, следует считать скорее гипотезой, чем фактом (Щербак, Щербань, 1980).

Отсюда становится очевидной необходимость данных, которые однозначно указывали бы либо на наличие репродуктивной изоляции между этими видами, либо на их гибридизацию. Для этого и предпринято исследование видовой генетической структуры гребенчатого и дунайского тритонов в местах их симбиотопии.

Материал и методы

Материалом для исследования послужили выборки тритонов, собранные в мае—июне 2001 г. в нескольких местах Закарпатской равнины. Из Ужгородского р-на взято 3 выборки: окр. Ужгорода (западный сектор) — водоемы неподалеку от городского аэропорта (1 ad., 8 yuv.); окр. Ужгорода (южный сектор) — водоемы возле сел Минай (5 ad.) и Цегловка (6 ad.). В Мукачевском р-не взята выборка из окр. с. Нижний Коропец (5 ad.). В качестве контроля использован материал по гребенчатым тритонам из Прикарпатья (Львовская обл., Стрыйский р-н, окр. пгт Моршин), собранный в мае 2001 г., а также материал предыдущих исследований этого вида из Закарпатья, Киева и плавней Дуная (Межжерин и др., 1998). Тритоны живыми доставлены в лабораторию, где проведены электрофоретические исследования в 7,5%-ном полиакриламидном геле. В настоящее время все изученные особи в зафиксированном виде хранятся в фондовой коллекции биологического факультета Ужгородского университета.

Результаты и обсуждение

Ранее в результате мультилокусного анализа (Межжерін та ін., 1997; Межжерин и др., 1998) были обнаружены локусы (Es-1 и Me-1), которые у гребенчатого и дунайского тритонов имеют фиксацию альтернативных аллелей, что дает на изученном материале 100%-ный диагноз этих видов. Анализ распределения аллелей этих локусов показал четкое разобщение всех тритонов Закарпатской обл. на две группы. Тритоны 1-й группы имели фиксацию аллелей $Me\text{-}1^a$ и $Es\text{-}1^a$ и обнаружены нами в предгорьях Закарпатья на высоте 600 м (Межжерін та ін., 1997), а также возле городского аэропорта Ужгорода. Генетически они идентичными гребенчатым тритонам (*T. cristatus* s. str.) из Прикарпатья и из-под Киева. У тритонов из Закарпатской низменности (села Минай, Цегловка, Нижний Коропец) наблюдаются фиксации альтернативных аллелей ($Me\text{-}1^b$ и $Es\text{-}1^b$), что также имеет место у тритонов из плавней Дуная и свидетельствует об их принадлежности к *T. dobrogicus*. Единственным исключением оказалась взрослая особь, выловленная неподалеку от Ужгородского аэропорта. Она имела гетерозиготные генотипы по двум диагностическим локусам (рис. 1), что свидетельствует о ее гибридном статусе. Гибрид оказался половозрелой самкой с нормальным развитием половых продуктов (длина тела 6,3 см, индекс Вольтерсторфа равен 45,1; число туловищных позвонков, несущих ребра, равно 17). Внешний облик («Gestalt») самки типичен для гребенчатого тритона (светло-желтое брюхо, многочисленные мелкие точки на боках и на горле, темная спина). Гибридный экземпляр отловлен в луже площадью не более 10 м^2,

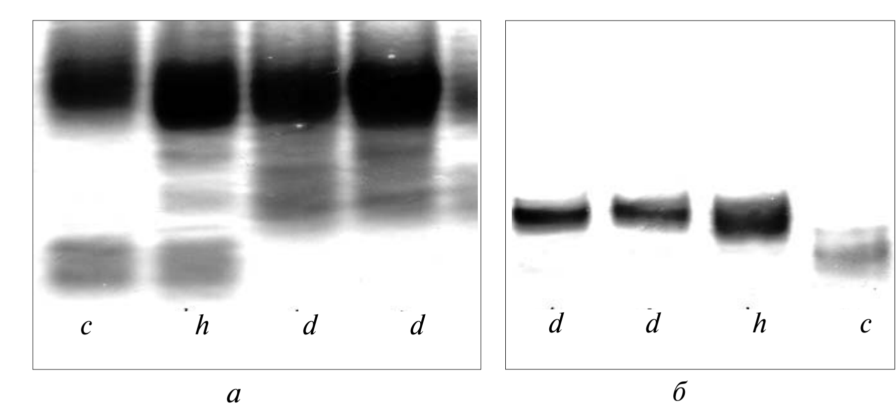


Рис. 1. Аллозимные спектры ферментов Es-1 (*а*) и Me-1 (*б*), характерные для дунайского тритона (*d*), гребенчатого (*c*) и гибридной особи (*h*).

Fig. 1. Allozyme spectra of Es-1 (*а*) и Me-1 (*б*) enzymes characteristic for the Danube newt (*d*), crested newt (*c*) and the hybrid specimen (*h*).

густо заросшей растительностью. Лужа находится в непосредственной близости от глубоких котлованов с илистым дном, постоянно заполненных водой, которые расположены на окультуренной равнине. Расстояние от луж до облесенных возвышенностей составляет около 1–1,5 км. Характерно, что в котлованах тритоны не обнаружены. Кроме гибрида в этой же луже пойманы 8 личинок, которые, судя по спектру Me-1, должны быть отнесены к *T. cristatus.* Из-за возрастных особенностей экспрессии генов у личинок не был идентифицирован локус Es-1, а потому их диагностика не может считаться полной, тем более что у личинок отмечен полиморфизм по локусу Me-1.

Таким образом, на основании вышеизложенного можно заключить, что между викарирующими видами тритонов — гребенчатым (*T. cristatus*) и дунайским (*T. dobrogicus*) — в местах перекрывания ареала происходит гибридизация. Можно предположить, что гибридизация между этими видами — явление весьма редкое. Это связано с невысокой численностью тритонов в местах их контакта, которая к тому же падает год от года. Поэтому в данном случае не приходится ожидать такой устойчивой гибридной зоны, как у жерлянок. Кроме того, гибридизацию ограничивает и явная биотопическая разобщенность видов. Так, гребенчатый тритон предпочитает мелкие лесные водоемы (лужи), которые он сразу же покидает после нереста. Дунайский тритон размножается в более глубоких постоянных равнинных водоемах, в которых держится гораздо дольше (Arntzen et al., 1997). Из-за уничтожения практически всех крупных лесов на равнине появление гребенчатых тритонов в этой части Закарпатья следует рассматривать как случайный занос с гор на равнину. Наиболее реальными местами, где еще можно наблюдать гибридизацию этих видов, следует считать участки предгорных равнин, на которых одни биотопы под воздействием антропогенного пресса быстро сменяются другими, как, например, в районе Ужгородского аэропорта. Аналогичная ситуация с распространением этих видов имеет место в Словакии (Pialek at el., 1999).

Полученные нами данные вносят ясность в вопрос о естественной гибридизации гребенчатого и дунайского тритонов. Как парадокс следует отметить то, что чем большее внимание уделялось ранее этим видам, тем труднее было однозначно определить: имеется ли между этими видами гибридизация? В результате многочисленных исследований гребенчатого и дунайского тритонов (Litvinchuk et al., 1994, 1997; Литвинчук, 1998; Литвинчук, Боркин, 2002) сформировалась весьма странная точка зрения на взаимоотношения этих видов. С одной стороны, утверждается, что репродуктивная изоляция, основанная на пространственном разобщении этих видов тритонов, имеет место (Litvinchuk et al., 1994; Литвинчук, Боркин, 2002; Ананьева и др., 1998). По данным западных исследователей (Horak, Pialek, 1999), гибридизация гребенчатого и дунайского тротонов не обнаружена. С другой стороны, это положение тут же дезавуируется утверждением, что популяции дунайского тритона насыщены генами гребенчатого тритона (Литвинчук, 1998; Кузьмин, 1999). Последнее же могло произойти только в результате гибридизации, пусть и значительно раньше. Обнаружение в природе взрослой гибридной особи позволяет утвердительно ответить на вопрос о возможности гибридизации гребенчатого и дунайского тритонов.

Ананьева Н. Б., Боркин Л. Я., Даревский И. С., Орлов Н. Л. Земноводные и пресмыкающиеся. Энциклопедия природы России. — М. : Изд-во ABF, 1998. — 576 с.

Кузьмин С. Л. Земноводные бывшего СССР. — М. : Т-во науч. изд. КМК, 1999. — 298 с.

Литвинчук С. Н. Систематика и распространение тритонов комплекса Triturus cristatus (Salamandridae) в России и сопредельных странах : Автореф. ... дис. канд. биол. наук. — СПб. : ЗИН РАН, 1998. — 24 с.

Литвинчук С. Н., Боркин Л. Я. Распространение, экология и охранный статус дунайского тритона, Triturus dobrogicus (Amphibia, Salamandridae), на территории Украины и Молдовы // Вестн. зоологии. — 2002. — **36**, № 3. — С. 35—44.

Межжерін С. В., Морозов-Леонов С. Ю., Піонтковська О. А. Алозимна мінливість ендемічних видів амфібій Східних Карпат / Ред. Я. І. Мовчан, Ф. Д. Гамор, Ю. Р. Шеляг-Сосонко, О. І. Дудка. Біорізноманіття Карпатського біосферного заповідника. — К. : Інтерекоцентр, 1997. — С. 352—366.

Межжерин С. В., Морозов-Леонов С. Ю., Котенко Т. И., Пионтковская Е. А. Биохимическая генная дифференциация тритонов (Amphibia, Salamandridae, Triturus) фауны Украины // Доп. НАНУ. — 1998. — № 1. — С. 193—197.

Щербак Н. Н., Щербань М. И. Земноводные и пресмыкающиеся Украинских Карпат. — Киев : Наук. думка, 1980. — 268 с.

Arntzen J. W., Wallis G. P. Restricted gene flow in a moving hybrid zone of the newts Triturus cristatus and T. marmoratus in western France // Evolution. — 1991. — **45**, N 4. — P. 805—826.

Arntzen J. W., Bugter R. J. F., Cogalniceanu D., Wallis G. P. The distribution and conservation status of the Danube crested newt, Triturus dobrogicus // Amph.-Rept. — 1997. — N 18. — P. 133—142.

Bogart J. P. Ploidy and genetic diversity in Ontario salamanders of the Ambystoma jeffersonianum complex revealed through an electrophoretic examination of larvae // Can. J. Zool. — 1982. — N 60. — P. 848—855.

Good D. A. Hybridization and cryptic species in Dicamptodon (Caudata, Dicamptodontidae) // Evolution. — 1989. — **43**, N 3. — P. 728—744.

Horak A., Pialek J. Genetic structure of crested newts (Triturus cristatus superspecies) in the Czech Republic // Proceedings of the 10th Ordinary General Meeting of the Societas Europaea Herpetologica. 6—10 September 1999. Irakleio, Crete. — P. 70—71.

Litvinchuk S. N., Sokolova T. M., Borkin L. J. Biochemical differentiation of the Crested Newt (Triturus cristatus group) in the territory of the former USSR // Abh. Ber. Naturkunde. — 1994. — **17**. — S. 67—74.

Litvinchuk S. N., Rosanov J. M., Borkin L. J. A contact zone between the newts Triturus cristatus and Triturus dobrogicus in the Ukrainian Transcarpathians: distribution and genome size variation / Eds. W. Bohme, W. Bischoff, T. Ziegler. Herpetologia Bonnensis. — 1997. — S. 229—235.

Michalak P., Grzesik J., Rafinski J. Tests for sexual incompatibility between two newt species, Triturus vulgaris and Triturus montandoni: no-choice mating design // Evolution. — 1997. — **51**, N 6. — P. 2045—2050.

Pialek J., Zavadil V., Reiter A., Kautman J. Distribution of Wolterstorff's index in crested newts (Triturus cristatus superspecies) in the Czech and Slovak Republics // Proceedings of the 10th Ordinary General Meeting of the Societas Europaea Herpetologica. 6—10 September 1999. Irakleio, Crete. — P. 223—224.

Schlupmann M., Weber G., Lipscher E., Veith M. Nachweis eines Freilandbastardes von Teichmolch (Triturus vulgaris) and Eadenmolch (Triturus helveticus) // Z. Feldherpetol. — 1999. — **6**, N 1—2. — S. 203—217.